УДК 595.765.4:576.12

В. Г. Долин

ФИЛОГЕНИЯ ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ (COLEOPTERA, ELATERIDAE)

Изучение филогенеза отдельных групп насекомых является основой как для понимания эволюции более крупных таксонов и родственных связей между ними, так и для построения естественных систем. Отсутствие достаточного количества достоверных описаний ископаемых форм жуков подотрядов Polyphaga и Adephaga вызывает серьезные трудности в построении естественной системы жесткокрылых. Лучше всего изучены жуки подотряда Archostemata благодаря циклу работ А. Г. Пономаренко (1968, 1968а, 1969 и др.). Им же сделан значительный вклад в изучение мезозойских Adephaga (Пономаренко, 1977). Что же касается Polyphaga, то по этому подотряду обработаны и опубликованы материалы лишь по немногим семействам, при этом филогенетическая интерпретация дана лишь для семейства листоедов (Медведев, 1968), части семейств Rhynchophora (Арнольди, 1977; Жерихин, 1977) и семейства Cerophytidae из нижнего мела (Жерихин, 1977). Материалы по одному из крупнейших семейств — жукам-щелкунам (в коллекциях ПИН имеется свыше 500 отпечатков из мезозоя) до последнего времени были опубликованы лишь частично (Долин, 1973, 1975, 1976).

До настоящего времени известно всего лишь несколько попыток построения филогенетического древа жуков-щелкунов, из которых заслуживают внимания три — Хислоп (Hyslop, 1917), Ягеман (Jagemann, 1955) и Охира (Ohira, 1962). Недостаток палеонтологического материала обусловил преобладание в построении этих филогенетических схем элементов умозрительности и предположений, основанных на сопоставлении признаков крупных таксонов рецентной фауны. Так, Хислоп ведет один ствол Elateridae до границы верхнего мела и кайнозоя (рис. 1), Ягеман и Охира строят свои филогенетические системы, безотносительно геологических эпох (рис. 2, 3). Схема Хислопа построена с учетом признаков как взрослых, так и личиночных форм, Ягеман использовал лишь признаки имаго, а Охира — преимущественно личинок. В связи с этим филогенетическая схема Elateridae по Хислопу до настоящего времени оставалась наиболее полной и значительной.

При построении филогенетической схемы семейства Elateridae Хислоп (1917) исходит из существовавших в первой половине XX ст. представлений о наличии отпечатков жуков-щелкунов в триасовых отложениях, хотя следом за Гандлиршем (Handlirsch, 1906—1908), отмечает, что триасовые формы не имеют характерных черт Elateridae, но могут быть помещены в это семейство. В настоящее время А. Г. Пономаренко (1968, 1969) убедительно показал, что в триасе представители многих семейств Polyphaga, в том числе Elateridae, еще не существовали и все ранее описанные ископаемые жуки до юрского периода в большинстве относятся к Archostemata.

Найденные в нижнеюрских отложениях щелкуноподобные жуки (Brodie, 1845) по Хислопу (1917), имеют решительно элатеридообразную форму, но помещение этих жуков в современный род *Elater*, по его

мнению, проблематично. Однако Хислоп считает необходимым поместить первоначальный ствол Elateridae в верхней юре. Рассматривая известные к тому времени ископаемые формы жуков-щелкунов, он отмечает, что балтийский янтарь (эоцен) содержит настолько хорошо дифференцированные формы Elateridae, что их можно отнести уже к определенным родам. Далее Хислоп отмечает, что ветвь подсемейства Cardiophorinae

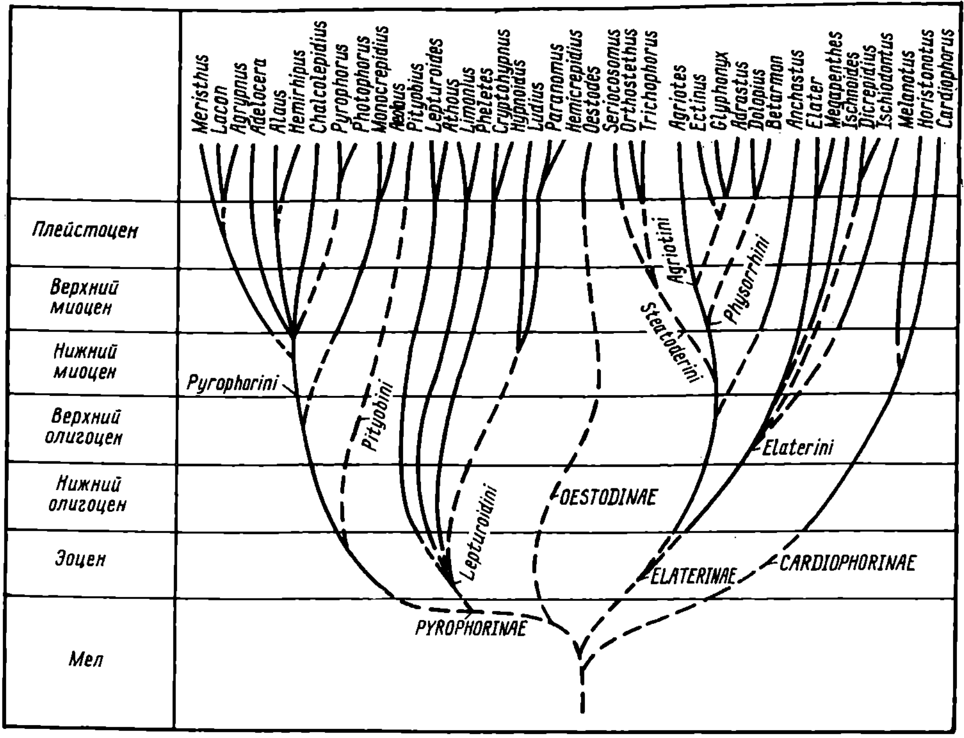


Рис. 1. Схема филогенеза Elateridae по Хислопу (Hyslop, 1917).

отошла от основного ствола Elateridae в верхнем мелу. Приблизительно к этому же времени он относит формирование главных триб подсемейства Pyrophorinae sensu Hyslop. Обнаружение в балтийском янтаре представителей из рецентных родов *Limonius* и *Athous* приводит Хислопа к заключению о том, что его триба Lepturoidini отошла от основного ствола ранее, чем Pyrophorini. Представители последней трибы приводятся в сводке Гандлирша (1906—1908) лишь из нижнего (*Campsosternus atavus* Deichmüller) или верхнего миоцена (*Alaus spectabilis* Heer).

Исходными формами, от которых произошли все остальные группы жуков-щелкунов, Ягеман (1955) считает древнейших представителей подсемейства Elaterinae (=Ampedinae) близких к *Elater* (=*Ampedus* Germ.). Возникновение семейства в целом этот автор относит к верхнему триасу, ссылаясь при этом на описанный Ремером вид *Pseudoelateropsis infraliassica* Roemer (Handlirsch, 1906—1908). По Ягеману, первыми от основного ствола отходят Agrypninae, затем Corymbitinae, Melanotinae и Athoinae, которых он выводит из одной ветви, затем Cardiophorinae и последними — Physorhininae и Pomachiliinae от центрального ствола Elaterinae. Охира (1962), используя строение личинок жу-

ков-щелкунов фауны Японии для построения филогенетической схемы семейства, приходит к выводу о раннем боковом ответвлении подсемейства Cardiophorinae и даже высказывает предположение о возможности выделения этой группы в отдельное семейство. Остальные подсемейства Охира объединяет в две группы. В первую он включает Hemirhipinae, Agrypninae, Conoderinae, Negastriinae, Oxynopterinae и Athoinae, как происходящих от одной предковой формы, во вторую — Physorhininae, Ampedinae, Elaterinae, Melanotinae и Agriotinae, происходящих, по его мнению, от другой предковой формы.

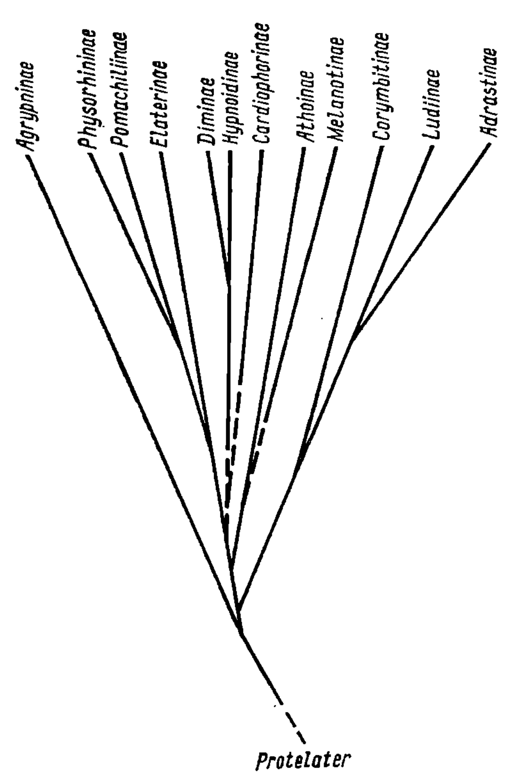


Рис. 2. Схема филогенеза Elateridae по Ягеману (Jagemann, 1955).

На основании изучения оригинальных палеонтологических материалов по жукам-щелкунам из коллекций ПИН АН СССР и анализа литературных данных исходными формами семейства Elateridae следует считать представителей вымершего подсемейства Protagrypninae Dolin, 1975, которые впервые появляются в нижнеюрских отложениях. Оба новых монотипических рода щелкунов из иссык-кульского местонахождения, имеющего раннеюрский возраст, отличаются мелкими размерами и характеризуются наличием на переднегруди бороздок для вкладывания усиков, подобно представителям трибы Agrypnini рецентной фауны. На основании этого признака они выделены нами в отдельную ископаемую трибу Protagrypnini Dolin, 1973. По-видимому, род *Elaterophanes* Handl. из ранней юры Англии с двумя бесспорными и одним сомнительным видом также относится к этому подсемейству и трибе, хотя установить это с определенностью можно лишь после изучения недоступного нам оригинального материала.

Два вида из двух родов описанного нами вымершего семейства Praelateriidae Dolin, 1973 с известной долей вероятности могут рассматриваться в качестве предковых форм семейства Elateridae, возникшие как промежуточные формы при формировании подотряда Polyphaga в конце триасового периода и исчезнувшие уже к позднеюрскому времени.

В позднеюрское время, судя по материалам из каратауского местонахождения, в фауне жуков-щелкунов преобладают представители вымершего подсемейства Protagrypninae, которые группируются в хорошо очерченные трибы Protagrypnini Dolin, Hypnomorphini Dolin, Desmatini Dolin. Представители этих триб за редким исключением внешне напоминают формы современной фауны, что отображено в части предложенных родовых названий, и являются как бы параллельными формами для представителей рецентной фауны, отличаясь от последних основным признаком вымершего подсемейства — наличием продольных

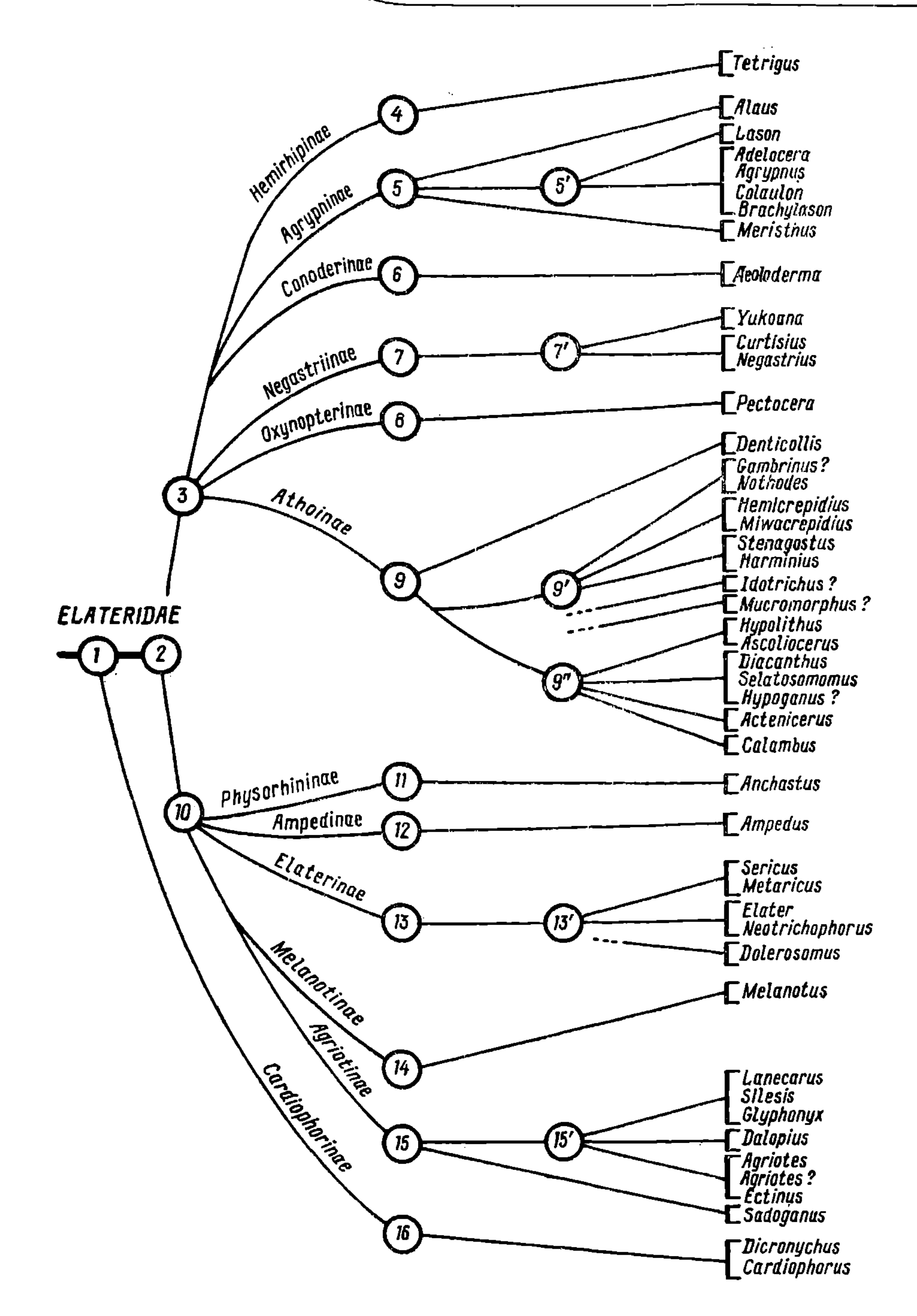


Рис. 3. Схема филогенеза Elateridae по Охира (Ohira, 1962).

бороздок на переднегруди. Таким образом, в рамках ископаемого подсемейства Protagrypninae просматриваются предковые формы ряда подсемейств жуков-щелкунов современной фауны.

Формирование современных подсемейств жуков-щелкунов, видимо, началось также в позднеюрское время. Среди Protagrypninae из каратауского местонахождения обнаружены формы, у которых уже отсут-

ствует поперечный шов на среднегрудке, а продольные бороздки на переднегрудке частично сглажены. В то же время в сравнительно небольшом количестве экземпляров и форм в Каратау встречаются виды, полностью лишенные продольных бороздок, и следовательно, принадлежащие к трибам и подсемействам рецентной фауны: Agrypninae (Agrypnini), Diminae, Negastriinae и Cardiophorinae. Несмотря на немногочисленность таксонов из указанных подсемейств, это дает основание утверждать, что к концу юрского периода сформировались не только основные семейства жесткокрылых, но и ряд рецентных подсемейств и, возможно, триб, по крайней мере в семействе Elateridae.

По предварительным данным, в нижнем мелу значительно увеличивается соотношение форм, принадлежащих к современному семейству Agrypninae, причем значительно увеличивается число форм из ископаемой трибы Cryptocardiini, представленной в верхней юре Каратау единственным родом с одним видом. Представители современных подсемейств Cardiophorinae и Diminae в материалах из Байсы, Романовки и Кзыл Джара (нижний мел), представлены единично. На долю представителей Protagrypninae приходится 1/4 отпечатков щелкунов из названных местонахождений, тогда как в верхней юре Каратау они составляли не менее 9/10 всего собранного и обработанного материала. Следует отметить, что среди щелкунов из нижнего мела уже встречаются формы, напоминающие современные виды родов *Agrypnus* и *Lanelater*.

Довольно многочисленные сборы конца палеогена (балтийский янтарь — эоцен) свидетельствуют о распространени в то время ряда представителей современных триб и родов *Ampedus* Germ., *Limonius* Esch., *Cardiophorus* Esch., *Athous* Esch., *Agriotes* Esch. (Handlirsch, 1906—1908; Яблоков-Хнзорян, 1961), а также рода *Negastrius* Thoms. (коллекция балтийского янтаря ПИН АН СССР), наряду с некоторыми исчезнувшими к настоящему времени родами. В эоцене обнаружен единственный представитель подсемейства Protagrypninae, описанный из балтийского янтаря С. М. Яблоковым-Хнзоряном под родовым названием *Tetrarhaphes* без установления принадлежности к определенному подсемейству — subfamilia incertae sedis (Яблоков-Хнзорян, 1961). Род *Tetrarhaphes* Jablokoff-Khnzorian, характеризуется хорошо выраженными продольными бороздками переднегрудки и отличается чрезвычайно сильно развитой внутренней частью бедренных покрышек задних тазиков, как это имеет место у рода *Desmatus* Dolin, 1975 из Protagrypninae и у современного рода *Physorhinus* Eschscholtz, а также очень коротким пятым члеником лапок. На этом основании включение рода *Tetrarhaphes* Jablokoff-Khnzorian вместе с родом *Desmatus* Dolin в трибу Desmatini Dolin (Долин, 1975) является вполне обоснованным.

В отложениях раннего миоцена обнаружен представитель современного рода *Campsosternus* (Deichmüller, 1881; Handlirsch, 1906—1908), а в верхнем миоцене виды, относящиеся к современным родам, составляют основное ядро фауны Elateridae. Среди них встречаются представители родов *Agrypnus, Lacon, Alaus, Ctenicera, Agriotes, Glyphonyx, Ampedus, Lschnodes, Cardiophorus* (Handlirsch, 1906—1908, Becker, 1963 и др.). Таким образом, фауна щелкунов к середине кайнозоя оказывается близкой к современной, а в копале (плейстоцен) обнаружены даже ныне существующие виды — *Agrypnus murinus* L. и др. (Handlirsch, 1906—1908).

Филогенетическая схема Elateridae на основании изучения современных и ископаемых форм представляется нам так (рис. 4).

Возникнув в нижнеюрское время, ископаемое подсемейство Protagrypninae Dolin, 1975 достигает расцвета в верхней юре и вымирает в эоцене, уступая место рецентным подсемействам. В верхней юре от Protagrypninae ответвляются формы, давшие начало современным подсемействам Agrypninae, Negastriinae, Diminae и Cardiophorinae. Таким образом, от верхнеюрского времени развивается не один ствол Elateridae, как было принято считать ранее (Hyslop, 1917; Jagemann, 1955), а по крайней мере четыре с пятым затухающим стволом вымершего подсемейства Protagrypninae. К началу кайнозоя от Agrypninae отделились Pityobiinae и Oxynopterinae, а от Diminae отошли Tetralobinae. Предковые формы кардиофорин явились скорее всего и предками подсемейства Elaterinae. Подтверждением этому является наличие сердцевидного щитка у некоторых *Agriotes* (*A. kirghizicus* Khnz.), простого овального щитка у некоторых неотропических видов родов *Horistonotus* и *Esthesopus*, а также наличие отвесной среднегрудной ямки у *Cardiorhinus* и у ряда родов трибы Dicrepidiini. Доказательством общности происхождения Cardiophorinae и Elaterinae может служить также строение эмбрионов последней стадии развития и личинок I возраста, лишенных у кардиофорин дополнительной сегментации и имеющих нормальное 12-члениковое тело, напоминающее тело личинок Elaterinae, и отличающихся строением головной капсулы и верхних челюстей. Перед окукливанием у личинок кардиофорин также наблюдается втягивание ложных сегментов, их исчезновение и образование нормального 12-членикового тела (Долин, 1964).

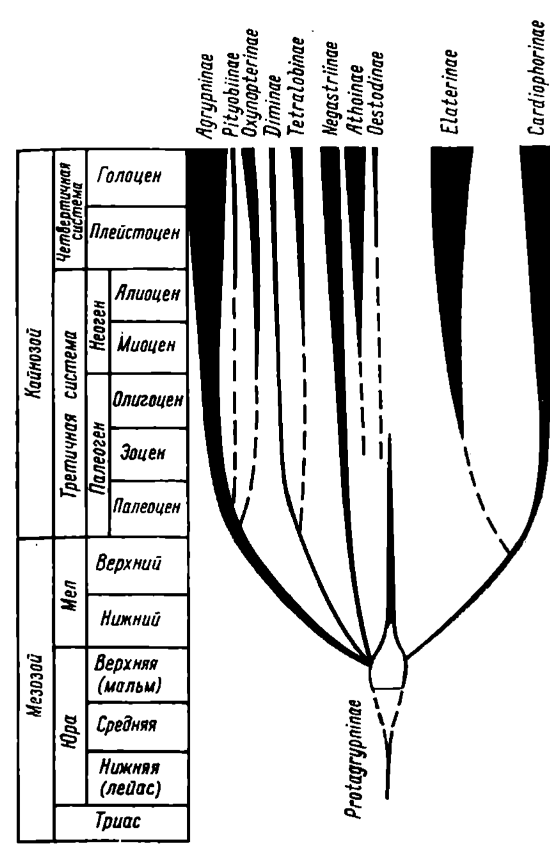


Рис. 4. Схема филогенетических отношений в семействе Elateridae.

При рассмотрении групп, входящих в подсемейство Agrypninae в нашем понимании, в его составе обнаруживается наличие форм, по особенностям своего строения являющихся как бы прототипами видов и групп в других подразделениях семейства, определяющих основные отличительные признаки некоторых других подсемейств. Единственным надежным признаком, позволяющим выделить эти формы в подсемейство Agrypninae, является наличие щетинок на внутренней стороне коготков. Так, мадагаскарский *Tylotarsus* и южноамериканский *Chalcolepidius* (Agrypninae), характеризующиеся сильно выпуклой серединой частично или полностью слитых средне- и заднегрудки, несомненно, либо имели общих предков, либо явились непосредственно исходными формами для *Oxynopterus* в Старом и *Semiotus, Oistus* и др. в Новом Свете. Этот

признак является отличительным для подсемейства Oxynopterinae. Полностью замкнутые сочленением средне- и заднегрудки средние тазики прослеживаются от Agrypnini к Cardiophorinae и Negastriinae и встречаются у *Tropihypnus* Rtt.— рода, по всем остальным признакам принадлежащего к Athoinae и, видимо, наряду с *Hypnoidus* Dillw., сохранившего ряд архаических черт в строении как взрослых, так и личиночных форм. У представителей пяти триб Agrypninae встречается как плоский, так и выпуклый лоб, с окаймленным или неокаймленным передним краем, наблюдается различная степень развития воротничка переднегрудки, бедренных покрышек задних тазиков, а также отмечается появление лопастинок на члениках лапок, образование гребенчатых усиков (*Tetrigus* Cand., *Lycoreus* Cand.). Таким образом, практически все признаки, по которым разделяются подсемейства и трибы, представлены у видов Agrypninae. Свидетельством древности Agrypninae также является наиболее широкий во всем семействе размах морфологической изменчивости по наиболее важным для таксономии признакам.

Рассматривая рецентную фауну жуков-щелкунов, очень трудно выделить более примитивные и более специализированные формы. Наличие чешуйчатого покрова у Agrypnini отнюдь не является свидетельством примитивности этой трибы, как считает С. М. Яблоков-Хнзорян (1961), так как сами по себе чешуйки являются более поздним образованием из волосков (Насонов, 1901; Шванвич, 1949). Таким образом, наличие чешуйчатого покрова у Agrypnini является апоморфным признаком, тогда как открытые простернальные швы, обнаруженные у самых древних ископаемых форм из нижней юры Средней Азии, несомненно, являются плезиоморфной структурой. Превращение открытых швов в пазы и мешки для вкладывания усиков является более поздним образованием, что легко можно установить при изучении морфологии куколок: наличие или отсутствие бороздок для вкладывания усиков не связано с расположением усиков у куколок. У куколок видов из родов *Agrypnus* и *Compsolacon*, имеющихся в нашем распоряжении, зачатки антенн расположены так же свободно вдоль бокового края переднегрудки, как и у форм, имеющих закрытые простернальные швы (*Selatosomus, Athous, Agriotes, Ampedus, Cardiophorus, Alaus* и др.). Представители трибы Agrypnini характеризуются, кроме того, сильно выступающими вперед передними углами переднегруди, в которую голова часто втягивается до переднего края глаз. Этот признак также должен быть отнесен к плезиоморфным. Он наблюдается у многих архостемат, обнаружен лишь у единичных ископаемых форм щелкунов, но широкое распространение у представителей этой трибы получил гораздо позднее.

Не может служить в полной мере критерием примитивности у жуков-щелкунов наличие сочленения средне- и заднегрудки вокруг средних тазиковых впадин, поскольку у юрских щелкунов, как в ранней, так и в верхней (поздней) юре, встречаются особи, у которых в замыкании средних тазиковых впадин участвуют эпимеры и эпистерны. В этом отношении наиболее интересны представители подсемейства Negastriinae — мелкие жуки, которые встречаются в мезозое, где они представлены также мелкими формами, чрезвычайно напоминающими современные виды, и которые, по-видимому, никогда не образовывали крупных форм. Вероятно, из всех щелкунов наиболее примитивны формы, ведущие преимущественно околоводный образ жизни, несущие ряд плезиоморфных структур также в строении жилкования крыла и отличающиеся очень малой плодовитостью по сравнению с другими формами.

Относительная молодость таких подсемейств, как Oxynopterinae, Oestodinae и ряда триб из других подсемейств, подтверждается разреживанием или полной утратой волосяного покрова, развитием длинных и гребенчатых антенн, слиянием швов между средне- и заднегрудкой и другими признаками. Эти структуры могут служить критерием для определения сравнительной молодости различных таксонов внутри подсемейств и триб.

Анализ строения ископаемых и современных форм показывает, что эволюция в семействе щелкунов идет в направлении перехода от прогнатизма к гипогнатизму, от простых коротких антенн к удлиненным и гребенчатым. Это позволяет в каждом подсемействе наметить более специализированные таксоны. Среди Agrypninae — это триба Hemirhipini, а в ней род *Tetrigus* Cand., представители которого, кроме того, лишены опушения верхних покровов тела. Среди Elaterinae по этому признаку выделяется триба Dicrepidiini, а в ней — род *Odontonychus*. Следует отметить, что группа родов, объединяемых Флетьо (Fleutiaux, 1947) в подсемейство Hemiopsinae, также характеризуется гипогнатической головой.

Следует отметить полное или почти полное соответствие общего строения ископаемых и современных форм жуков-щелкунов, по крайней мере в пределах тех структур, какие можно установить по отпечаткам: строение головы, передне-, средне- и заднегруди, тазиков и даже полового аппарата самцов. Лишь немногие формы, а именно представители родов *Eudicronychus* и *Anisomerus*, значительно дальше ушли от предковых форм как по развитию гипогнатизма и усложнению в строении антенн, так и в упрощении и специализации полового аппарата самцов. Как и построение естественной классификации, без анализа строения личиночных форм невозможно и построение филогенетической схемы семейства. К сожалению, палеонтологические материалы ничего не дают для изучения личинок предковых форм щелкунов — до сих пор не обнаружено ни одного отпечатка личинок жуков этого семейства.

Поскольку в биологическом отношении эволюция семейства шла в направлении сокращения продолжительности жизни взрослой формы и удлинения периода развития личиночной стадии, естественно, что личиночные формы в процессе филогенеза претерпели, по всей видимости, значительно большие изменения, чем имагинальные формы. Из внешних признаков личинок плезиоморфными следует считать кожистые покровы брюшных и части грудных сегментов, сильное развитие гипостернитов брюшных сегментов, нераздвоенность урогомф.

Развитие равномерно плотных хитинизированных покровов тела личинки, редукция гипостернитов, слияние тергитов с плейритами, развитие наружных ветвей урогомф являются более поздними образованиями и характерны для более специализированных форм. Таким образом, признаки личинок подтверждают, что более древними являются подсемейства Agrypninae, Negastriinae, Diminae, Tetralobinae, Pityobiinae и Cardiophorinae. Редукция алокардо у Agrypninae, Pityobiinae, Oxynopterinae и Cardiophorinae, сужение подбородка к основанию и сближение в результате этого оснований стебельков нижних челюстей (стипес) являются апоморфными признаками, выработавшимися, по-видимому, в связи с облигатным хищничеством этих форм. В то же время сохранение двусклеритного кардо у личинок всех остальных подразделений жуков-щелкунов (плезиоморфный признак) при сопоставлении с другими морфологическими структурами (хитинизация покровов тела и другие особенности их строения) не может служить доказательством древности этих подразделений, за исключением подсемейства Negastri-

inae, у личинок которого имеется целый комплекс плезиоморфных признаков. Таким образом, на примере личинок щелкунов также хорошо прослеживается явление, названное Майром (1968) «мозаичной эволюцией» и подробно описанное и сформулированное А. А. Тахтаджаном под названием «гетеробатмии» (Тахтаджан, 1966).

Примитивность признака нераздвоенности урогомф, вернее недоразвитие наружных ветвей, в противоположность неразветвленности за счет редукции внутренних ветвей урогомф находит подтверждение при изучении эмбрионов последних стадий развития и только что отродившихся из яйца личинок. Сформировавшиеся в яйце личинки видов родов *Selatosomus* и *Athous* имеют нераздвоенные урогомфы, представленные внутренними ветвями, и напоминают личинок рода *Tropihypnus*. Наружные ветви у них представлены небольшим заостренным бугорком, расположенным либо у основания, либо несколько выше основания урогомф, как у *Tropihypnus bimargo* Rtt. У личинок *Selatosomus latus* F. первого возраста этот бугорок выражен как у личинок некоторых видов *Hypnoidus* Dillw., но после третьей линьки уже приобретает форму наружной ветви, характерной для взрослых личинок *S. latus*. В свою очередь эти факты могут служить подтверждением наибольшей примитивности в подсемействе Athoinae именно рода *Tropihypnus*, личинки которого характеризуются нераздвоенными урогомфами. Жуки этого вида имеют сближенные с наружной стороны выросты средне- и заднегруди, что может служить доказательством их происхождения от общих с Negastriinae предковых форм. Нахождение в верхнеюрских сланцах отпечатков щелкунов трибы Hypnomorphini, напоминающих жуков *Hypnoidus* рецентной фауны, также заставляет относить этот род к древнейшим по своему происхождению.

Таким образом, использование палеонтологического материала в сочетании с изучением мировой фауны и особенностей строения личиночных форм позволяют построить филогенетическую схему и естественную систему Elateridae. Методические принципы, использованные при построении данной филогенетической схемы, могут быть распространены при проведении подобных исследований на другие группы жесткокрылых и некоторые группы насекомых с полным превращением.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольди Л. В. Rhynchophora. Семейство Eobilidae. В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М., «Наука», 1977, с. 142—175.

Долин В. Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) Европейской части СССР. К., «Урожай», 1964, с. 1—206.

Долин В. Г. Ископаемые формы жуков-щелкунов (Elateridae, Coleoptera) из нижней юры Средней Азии. В кн.: Фауна и биология насекомых Молдавии. Кишинев, «Штиинца», 1973, с. 71—82.

Долин В. Г. К систематике мезозойских жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae). — Палеонтолог. журн., 1975, № 4, с. 51—62.

Долин В. Г. Ископаемые жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae) подсемейств Negastriinae и Cardiophorinae из верхней юры Каратау.— Вестн. зоол., 1976, № 2, с. 68—75.

Жерихин В. В. Инфраотряд Elaterioformia. Семейство Cerophytidae. Семейство Attelabidae. Семейство Gurculionidae. В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М., «Наука», 1977, с. 130—134, 176—182.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968, с. 1—584.

Медведев Л. Н. Жуки-листоеды юры Каратау (Coleoptera, Crysomelidae). В кн.: Юрские насекомые Каратау. М., «Наука», 1968, с. 155—165.

Насонов Н. В. Курс энтомологии. Наружные покровы насекомых. Варшава, 1901, 218 с.

Пономаренко А. Г. Предварительный обзор юрских жуков Каратау. В кн.: Юрские насекомые Каратау. М., «Наука», 1968, с. 114—117.

Пономаренко А. Г. Жуки-архостематы юры Каратау (Coleoptera, Archostemata). В кн.: Юрские насекомые Каратау. М., «Наука», 1968, с. 118—138.
Пономаренко А. Г. Историческое развитие жесткокрылых архостемат. М., «Наука», 1969, с. 1—238.
Пономаренко А. Г. Подотряд Adephaga. Мезозойский этап в эволюции Adephaga. В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М., «Наука», 1977, с. 17—103.
Тахтаджян А. А. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., «Наука», 1966, с. 1—50.
Шванвич Б. Н. Курс энтомологии. М.—Л., «Сов. Наука», 1949, 900 с.
Яблоков-Хнзорян С. М. Новые жесткокрылые семейства Elateridae из балтийского янтаря.— Палеонтолог. журн., 1961, № 3, с. 84—97.
Becker E. C. Three new fossil Elaterids from the amber of Chipas, Mexico, including a new genus (Coleoptera).— Journ. of Paleontology, 1963, **37**, N 1, p. 125—128.
Brodie P. B. A history of the fossil insects in the secondary Rocks of England. London, 1845, p. 1—130.
Deichmuller I. Fossile Insekten aus den Diatomeenschifer von Kutschlin bei Bilin. Bohem Abhandl.— Nova Acta Leop. Carol., 1881, **42**, N 6, S. 293—331.
Fleutiaux E. Revision des Elaterides del' Indo-Chine francaise.— Notes Ent. chin., 1947, **11**, fasc. 8, p. 233—420.
Handlirsch A.. Die fossilen Insekten und Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1906—1908, S. 1—1433.
Hyslop I. A. The fhylogeny of Elateridae based on larval characters.— Ann. ent. Soc. Amer., 1917, **10**, p. 241—263.
Jagemann E. Kovarikoviti-Elateridae. Fauna ČSSR, **4**, Praha, 1955, S. 1—301.
Ohira H. Morphological and taxonomic study on the larvae of Elateridae in Japan, 1962, (179 с., 61 табл. рис., издание автора).

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
24.II 1978 г.

V. G. Dolin

PHYLOGENY OF CLICK BEETLES

Summary

The phylogeny of the Elateridae family is substantiated on the basis of studies in the fossil forms of click beetles of the recent world fauna and analysis of the larva morphology.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR